

独叶草的不育雄蕊、花被片和可育雄蕊对传粉 昆虫和传粉的影响

贺海霞，张小玲，任毅

(陕西师范大学生命科学学院，教育部药用植物资源与天然药物化学重点实验室，陕西 西安 710062)

摘要：为确定独叶草 (*Kingdonia uniflora*) 不育雄蕊、花被片和可育雄蕊对传粉昆虫和传粉的影响，分别进行去除不育雄蕊 (A 组)，去除花被片 (B 组)，去除可育雄蕊 (C 组) 和对照组 (D 组) 处理。结果表明：昆虫访花频率分别为 A 组 0.4 次 h、B 组 0 次 h、C 组 0.9 次 h、D 组 2.2 次 h；被授粉花朵百分比分别为 A 组 29.09%、B 组 40.38%、C 组 70.91%、D 组 91.67%；被授粉心皮百分比分别为 A 组 17.77%、B 组 20.94%、C 组为 40.58%、D 组为 75.27%。与对照组相比，处理后被授粉花朵百分比、被授粉心皮百分比下降幅度均为 A 组 > B 组 > C 组。结合昆虫访花频率与不育雄蕊蜜汁的分泌量呈正比，可确定不育雄蕊产生的蜜汁是吸引昆虫访花的最主要因素。花被片为昆虫取食提供停歇的平台，可育雄蕊与花被片产生的色差及可育雄蕊提供的花粉，是吸引昆虫的辅助因素。

关键词：独叶草；花被片；不育雄蕊；可育雄蕊；传粉；昆虫；影响

中图分类号：Q 944, Q 948.12

文献标识码：A

文章编号：0253 - 2700(2006)04 - 371 - 07

Floral Variation in Tepals, Sterile and Fertile Stamens of *Kingdonia uniflora* (Ranunculaceae) with Reference to Pollinators and Pollination

HE Hai-Xia, ZHANG Xiao-Ling, REN Yi^{**}

(College of Life Sciences, Key Laboratory of Medicinal Plant Resource and Natural Pharmaceutical Chemistry of Ministry of Education,
Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

Abstract: To understand the influence of different floral organs of *Kingdonia uniflora* to the pollinators and pollination, we divided the flowers into four groups, A, with the sterile stamens removed, B, with the tepals removed, C, with the fertile stamens removed and D, without the remove of any organ . The results showed that the insects visiting frequency were 0.4 time h in group A, 0 time h in group B, 0.9 time h in group C and 2.2 time h in group D . The percentage of pollinated flowers was 29.09% in group A, 40.38% in group B, 70.91% in group C and 91.67% in group D . The percentage of pollinated carpels was 17.77% in group A, 20.94% in group B, 40.58% in group C and 75.27% in group D respectively . The relationships between the insect visiting frequency and the nectarial secretion of the sterile stamens were observed in the field . To compare with group D, the decrease of the rate of pollinated flower and the carpel was group A > group B > group C . To combine the observation of the relationships between the nectarial secretion of the sterile stamens and the insect visiting frequency, we considered that the sterile stamens with nectar as the reward of the visiting insects play the most important rule for the pollinators and pollination . However, the tepals that could afford the platform of staining and moving of the insects on the flowers are also important for the pollinators . The fertile stamens that could form the chromatic to attract

基金项目：国家自然科学基金 (No. 39870068)

通讯作者：Author for correspondence . E-mail: Renyi@snnu.edu.cn

收稿日期：2005-10-27, 2006-03-25 接受发表

作者简介：贺海霞 (1980-) 女，在读硕士，主要从事系统与进化植物学研究工作。

some of the pollinators and supply the pollen grains as the food of some pollinators play less important rule.

Key words: *Kingdonia uniflora*; Tepal; Sterile stamen; Fertile stamen; Pollination; Insects; Influence

独叶草 (*Kingdonia uniflora* Balf. f. et W. Smith) 是毛茛科 (Ranunculaceae) 独叶草属的唯一代表, 为国家一级重点保护植物, 呈岛屿状分布于我国云南、四川、甘肃、陕西的部分地区 (雷永吉等, 2000a)。前人对该种的研究主要集中在形态解剖学 (Foster and Arnott, 1960; 胡正海等, 1964; 任毅和胡正海, 1996, 1998; Ren 等, 1998a; 刘晓等, 2000), 胚胎学 (母锡金, 1983, 1984; Ren 等, 1998b), 孢粉学 (Nowicke and Skvarla, 1982; 张玉龙, 1983), 分子生物学 (Hoot and Grane, 1995; Oxelman and Lidén, 1995), 生态学 (张文辉等, 2004) 及发育生物学 (Ren 等, 2004) 等方面, 对其繁育生物学方面也有一些报道 (雷永吉等, 2000b; Ren 等, 2003), 但仅局限于对独叶草无性繁殖的研究, 而有关传粉生物学的研究尚未见报道。本文阐明了独叶草各花部结构对传粉昆虫及传粉过程的影响, 旨在为这一重要物种制定合理的保护措施提供理论依据。

传粉者与花部特征的相互作用和进化机制以及传粉系统的进化等方面的研究, 是传粉生物学近年来的主要热点之一 (黄双全和郭友好, 2000)。研究表明, 虫媒传粉植物吸引昆虫访花的因素多种多样, 包括提供花粉、蜜汁等报酬物 (Farkas and Orosz-Kovács, 2003; Galloni and Cristofolini, 2003), 以及花色 (张丽香等, 2002)、气味 (Roy and Raguso, 1997; Franz 等, 2005) 等花部特征的刺激, 甚至有些兰科植物的花被片特化为类似访花昆虫雌性个体的形态、颜色等结构, 以拟态的方式吸引雄性个体访问, 完成传粉 (Peakall and Schiestl, 2004)。

独叶草的花很小, 根据以往对其花形态特征的叙述 (胡正海等, 1964), 其不育雄蕊具有分泌结构, 可能是吸引昆虫的主要花部器官, 但花被片、可育雄蕊在吸引传粉昆虫中是否起作用, 是一个值得探讨的问题。本文详细记录了分别去除花被片、可育雄蕊和不育雄蕊后, 独叶草的传粉昆虫的种类和访花频率及心皮的授粉情况与对照组的差异, 讨论了各花部结构在吸引昆虫及传粉过程中的作用,

初步揭示了独叶草吸引昆虫访花的因素。

1 材料和方法

2005 年 4 月 29 日至 5 月 17 日在陕西省眉县太白山下板寺 (33°00'47"N, 107°48'37"E, 海拔 2 800~2 900 m) 进行野外观察和实验。独叶草分布区域的其它物种包括巴山冷杉 (*Abies fargesii* Franch.)、太白红杉 (*Larix chinensis* Beissn.)、金背杜鹃 (*Rhododendron clementinae* Forrest ex W. W. Sm. subsp. *aureodorsale* W. P. Fang) 等。另外太白杜鹃 (*Rhododendron purdomii* Rehd. et Wils.)、阔萼粉报春 (*Primula knuthiana* Pax)、黄三七 [*Souliea vaginata* (Maxim.) Franch.] 等植物与独叶草同时开花。样地的主要植被为金背杜鹃 (*Rhododendron cleminta subsp. *aureodorsale**)。实验区域 6 月中旬至 9 月中旬均温 14 ~ 10 , 0 低温日数 150~200 d, 绝对低温 -20 ~ -25 , 霜期 9 月中旬至翌年 5 月下旬, 年降水量 800~900 mm, 土壤为酸性山地暗棕壤和亚高山暗色草甸森林土 (陕西省林业厅, 1989)。

为确定花被片、不育雄蕊和可育雄蕊对传粉昆虫和传粉过程的影响, 本研究在野外进行去除不育雄蕊 (A 组, 55 朵)、去除花被片 (B 组, 52 朵), 去除可育雄蕊 (C 组, 55 朵) 和对照组 (D 组, 72 朵) 四组处理, 对每一个个体均挂号牌标记。花期结束后回收所有实验花朵并以 FAA 固定, 室内统计授粉情况。此外, 从处理过的花朵中, 选取 A 组 17 朵花, B 组 12 朵花, C 组 21 朵花, 盛花期连续 5 天, 每日从 8:00~18:00 观察昆虫访花情况, 以每小时为统计单位分组记录昆虫的访问次数, 将 5 日所有统计结果取平均值, 即得每种处理后, 昆虫的访花频率。捕捉访花昆虫, 固定于 50% 酒精, 鉴定种类。对照组 (D 组) 从花蕾期开始记录不育雄蕊蜜液分泌情况, 以及蜜汁不同分泌时期昆虫访花的频率。

为确定独叶草花授粉标准, 分别选取花柱伸直, 及花柱开始弯曲的花, 切取雌蕊, 清水冲洗干净后, 置于 5% KOH, 在 37 的恒温箱中软化 25~30 h, 再次清洗后, 在 0.1% 的水溶性苯胺蓝溶液中染色 2 h。经染色处理的材料用整体压片法制片, 荧光显微镜 (波长 340~380 nm) 下观察, 拍照。

2 实验结果

2.1 独叶草花授粉判断

独叶草的花在初花期, 花柱伸直, 未见花粉粒附着及花粉管生长 (图 1: A), 一旦柱头授

粉，则花柱开始反折，荧光显微镜观察发现有明显的花粉管痕迹（图 1: B, C），因此可根据花

柱是否反折判断授粉情况。本研究以花柱反折作为已经授粉的标准，进行统计。

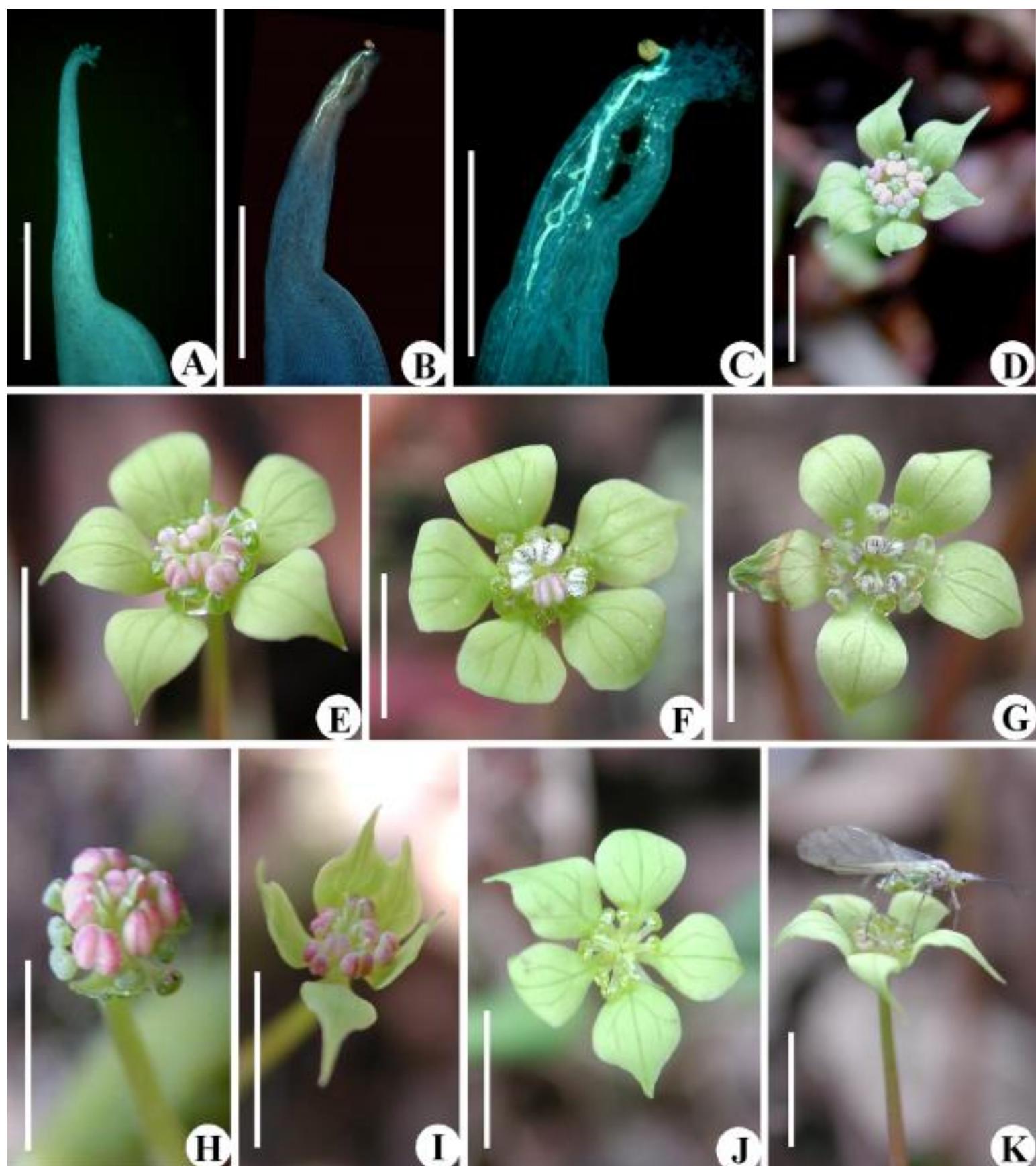


图 1 A~C 示独叶草花授粉判断；D~G 示不育雄蕊分泌的四个时期；H~K 示去不同花部结构的处理

A 示未授粉花朵花柱直立。Bar = 0.3 mm; B 示授粉后花柱反折。Bar = 0.3 mm; C 示 B 的局部放大。Bar = 50 μm; D 示分泌前期，不育雄蕊表面干燥；E 示分泌旺盛期，不育雄蕊表面可见透明液滴；F 示湿润期，不育雄蕊表面仅湿润；G 示干燥期，散粉完毕，不育雄蕊开始萎蔫，表面干燥；H 示去花被片；I 示去不育雄蕊；J 示去可育雄蕊；K 示桃蚜访问去可育雄蕊的花朵；D~K, Bar = 5 mm

Fig . 1 A-C Showing the evidence that the flower is pollinated; D-G Showing four periods of the sterile stamens secretion; H-K Showing the disposal of different configuration of flowers .

A The styles are erect before pollinated . Bar = 0.3 mm; B Once the embryo sacs fertilized, the styles begin reflex . Bar = 0.3 mm; C Showing image magnification of B . Bar = 50 μm; D Showing the period of before secretion, surface of the sterile stamens is desiccation; E Showing the secretion period, surface of the sterile stamens can be found translucent liquid; F Showing the wettish period, surface of the sterile stamens is only wetness; G Showing the dryness period . In the period, the pollen grains are spread . The sterile stamens begin to wither, and surface of the sterile stamens is dryness; H Showing that the tepals are removed; I Showing that the sterile stamens are removed; J Showing that the fertile stamens are removed; K Showing *Myzus persicae* Sulzer is visiting the flower which was removed the fertile stamens . D-K, Bar = 5 mm .

2.2 独叶草花部特征及访花昆虫的观察

独叶草花单生，直径 9 ± 1.2 mm，两性，辐射对称，无特殊气味。其花部结构由外而内依次为花被片，不育雄蕊，可育雄蕊和雌蕊群。其花被片淡绿色，长 4 ± 0.9 mm，宽 2 ± 0.6 mm；不育雄蕊的头部膨大，其腹面具凹槽，凹槽的表皮细胞可分泌蜜液；可育雄蕊的花药开裂前为鲜艳的紫红色，开裂后露出白色花粉。花期一般为四月底至五月中旬，历时15~20天。

经鉴定，独叶草的主要访花昆虫为桃蚜 (*Myzus persicae* Sulzer)，荻草谷网蚜 (*Sitobion miscanthi* L.) 以及一种膜翅目 (Hymenoptera) 茧蜂科 (Braconidae) 昆虫。本实验中进行了去除花被片、不育雄蕊和可育雄蕊的处理；观察了自然状态下的花，不育雄蕊分泌蜜汁的情况。根据蜜汁在整个花期中的分泌情况，可分为4个时期：分泌前期，为花开放后的第1~2日，花药均未开裂，不育雄蕊表面干燥（图1:D）；旺盛期，为花开放后的第3~8日，花药陆续开裂，蜜汁分泌旺盛，不育雄蕊腹面可见透明液滴（图1:E）；湿润期，为花开放后的第9~15日，多数花药开裂后，蜜汁分泌量明显减少，不育雄蕊仅表面湿润（图1:F）；干涸期，为花开放后的15日以后，花期即将结束时，散粉完毕，蜜汁停止分泌，不育雄蕊表面干燥（图1:G）。当蜜汁充足时，昆虫访花频率最高可达每小时2.7次（包括所有访花昆虫），蜜汁分泌的各个时期，昆

虫访花频率如图2所示。

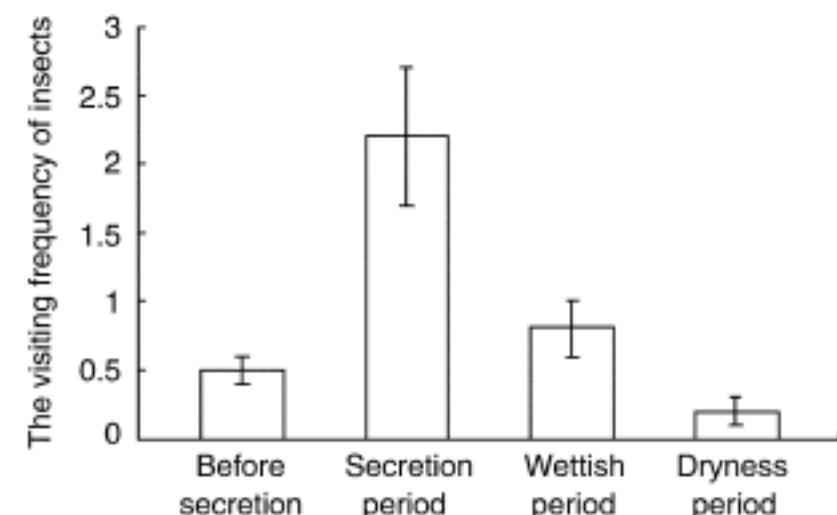


图2 蜜汁不同分泌时期昆虫访花频率

Fig. 2 The visiting frequency of insects in different secretion period

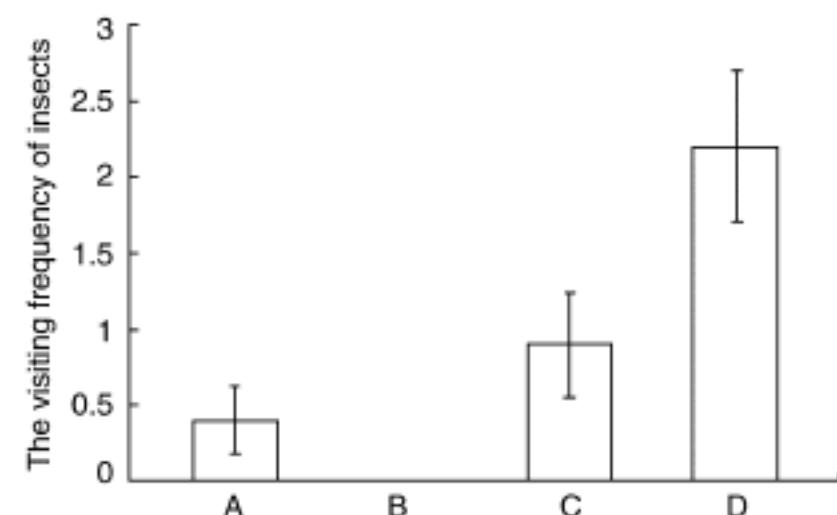


图3 不同处理后昆虫访花频率

A. 去除不育雄蕊；B. 去除花被片；C. 去除可育雄蕊；D. 对照组

Fig. 3 The visiting frequency of insects after different treatments

A. removed sterile stamens; B. removed tepals; C. removed fertile stamens; D. comparison

表1 不同处理后室内统计授粉结果

Table 1 The results of different treatments

不同处理组 Groups of different treatments	处理花朵数 Number of disposed flowers	心皮总数 Number of carpels	被授粉花朵 Pollinated flower		被授粉心皮 Number	百分比 (%) Percent
			花朵数 Number	百分比 (%) Percent		
去除不育雄蕊 (A组) Removed sterile stamens	55	332	16	29.09	59	17.77
去除花被片 (B组) Removed tepals	52	277	21	40.38	58	20.94
去除可育雄蕊 (C组) Removed fertile stamens	55	313	39	70.91	127	40.58
对照组 (D组) Comparison	72	368	66	91.67	277	75.27

2.3 去花被片对昆虫访花的影响

去花被片后（图1:H），野外观察未发现昆虫访花，但在花梗上发现有桃蚜停歇（图3）。室内统计花柱授粉情况如表1所示。

2.4 去不育雄蕊对昆虫访花的影响

去不育雄蕊后（图1:I），主要为茧蜂科昆

虫访花，其访花频率与对照组相比大幅下降，仅为每小时0.4次（图3）。花期结束后，该组花的授粉情况如表1所示。

2.5 去可育雄蕊对昆虫访花的影响

独叶草的花药未开裂时，呈鲜艳的紫红色，纵裂后露出白色的花粉，都可与花被片形成明显

的色差。去花药后(图1: J), 其主要访花昆虫为桃蚜(图1: K)和荻草谷网蚜, 其访花频率与对照组相比有所降低, 为每小时0.9次(图3), 授粉情况如表1所示。

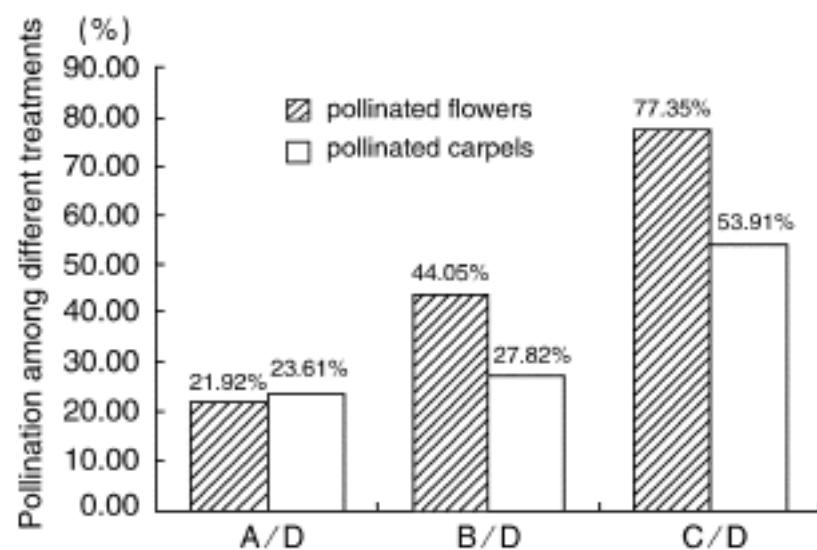


图4 各处理组与对照组授粉情况比较

A. 去除不育雄蕊; B. 去除花被片; C. 去除可育雄蕊; D. 对照组

Fig. 4 Comparison of pollination among different treatments

A. removed sterile stamens; B. removed tepals; C. removed fertile stamens; D. comparison

3 讨论

对于虫媒传粉植物而言, 花蜜是植物提供给访花者最主要的报酬之一(Galetto and Bernardeollo, 1993; Link, 1992)。植物可以通过改变花蜜的成分、分泌量、分泌时间, 来调节传粉者的访问时间、种类及其访问行为, 以获得最高的传粉效率(Castellanos等, 2002)。刘林德等(2002)曾报道了无梗五加(*Eleutherococcus sessiliflorus* Rupr. & Maxim.)和刺五加(*Eleutherococcus senticosus* Rupr. & Maxim.)的花蜜分泌时间与多数访问者的访花时间一致。本次实验结果也验证独叶草的花蜜分泌时间与昆虫活动有密切联系。独叶草的蜜液分泌在整个花期中可分为分泌前期、旺盛期、湿润期和干涸期, 其中分泌前期昆虫的访花频率很低, 分泌旺盛期昆虫的访花频率最高, 可达2.7次/h, 而到湿润期时访花频率大幅下降, 干涸期的访花频率更是降至最低(图2)。这一结果充分显示出昆虫的访花行为与蜜液分泌量呈正相关关系。结合去不育雄蕊处理, 对昆虫访花及传粉过程影响较大, 昆虫的访问频率与对照组相比锐减(图3), 被授粉花朵百分比为对照组的21.92%, 正常发育心皮百分比为对照组的23.61%(图4), 可判定独叶草的不育雄蕊,

可能是确保传粉成功的重要花部器官。

对虫媒植物而言, 花的颜色, 花冠的结构以及气味的有无都会直接影响传粉的效率(赵运林, 1994)。为确定花被片对传粉过程的影响, 龚洵等(1998)曾报道栽培红花山玉兰(*Magnolia delavayi* Franch. var. ssp.)去掉全部花被后, 其结实率显著提高, 显示出花被片阻碍传粉者进入花内传粉。而黄双全等(1998)报道了鹅掌楸(*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.)去花瓣后其结实率较低, 表明去瓣的花减少了对传粉者的吸引。本次实验结果与黄双全等(1998)的研究有一定的相似性, 显示出独叶草的花被片在传粉过程中发挥了积极因素。进行去除花被片处理后, 其被授粉花朵百分比仅为对照组的44.05%(图4), 正常发育心皮数仅为心皮总数的20.94%(表1)。另外, 室内统计结果表明, 进行该处理后, 仍有一定的授粉率, 但在野外观察的时间段内记录到的昆虫访花频率为零(图3), 分析产生这种情况的原因可能为: 虽然未观察到昆虫直接访问该处理花朵, 但实验中发现有昆虫停歇于花梗上, 因此存在昆虫爬上花朵的可能, 从而完成授粉; 或由于本实验中用于观察统计昆虫访花频率的花朵数有限, 未观察的花朵, 可能有昆虫访问; 或由于独叶草的繁育系统本身具有自交亲和的特性, 因此动物的碰触有可能使同一朵花的花粉落在其柱头上, 完成授粉。

独叶草的花被片呈辐射对称, 不具有特化结构, 也不具有鲜艳的颜色, 但它同样为传粉成功做出贡献。野外观察发现, 独叶草的花被片为昆虫访花提供了停歇的平台(图1: K), 并且其接近叶片颜色的淡绿色与可育雄蕊的鲜艳的紫红色形成明显的对比(图1: D, E), 也有利于昆虫发现花朵。

在众多的虫媒传粉植物中, 王仲礼等(1997)曾报道短梗五加(*Eleutherococcus brachypus* Harms.)产生的蜜汁和花粉均为昆虫访花的报酬物。而罗毅波等(1998)对矮牡丹(*Paeonia suffruticosa* Andr. var. *spontanea* Rehd.)的传粉生物学研究结果表明, 该植物为昆虫提供的主要食物是花粉。独叶草与短梗五加相似, 为其传粉昆虫提供的报酬物既包括蜜汁, 也包括花粉, 但独叶草的花药对传粉过程的影响远不及花被片和不

育雄蕊。去可育雄蕊处理后，昆虫访花频率（图3）、被授粉花朵数、正常发育心皮数均有所减少（表1，图4），但其减少的幅度是三组处理中最小的，可见花药并不是影响传粉成功的决定性因素。但并不能因此而否定可育雄蕊在传粉过程中作用。该处理对昆虫访花及授粉情况仍产生了一定的影响，分析其原因，除了前面已提及的色差可引导昆虫发现花朵，花粉作为昆虫的食物，也是吸引昆虫的因素之一。因此，在传粉过程中，可育雄蕊及其产生的花粉一起构成了吸引昆虫访花的辅助因素。

目前许多传粉生物学家，较多关注对植物的传粉综合特征（pollination syndromes）的研究（Thomson等，2000；Perret等，2001；Wilson等，2004），Fenster等（2004）将其定义为包括报酬物在内的，吸引和利用特殊类群动物作为传粉者的一系列花部特征。独叶草的花吸引昆虫访问，也是花被片，不育雄蕊，可育雄蕊三者综合作用的结果，但本实验为确定哪一个花部器官对昆虫访花行为的影响最大，分别从观察不同处理后昆虫访花频率，不同的蜜汁分泌期的昆虫访花频率，以及各处理室内统计授粉率三方面进行分析。结果显示，进行各处理后昆虫的访花频率下降幅度依次为去除花被片（B组）>去除不育雄蕊（A组）>去除可育雄蕊（C组）（图3）。虽然去除花被片后，野外观察到的昆虫访花频率为零，但该处理后在花梗上仍发现不少昆虫停歇，显示去除花被片的花朵还存在吸引昆虫的其它因素，因此不能判定花被片是吸引昆虫的主要因素。结合在蜜汁分泌的4个时期的观察结果，昆虫访花频率与不育雄蕊蜜汁分泌量呈正相关关系，以及室内统计各处理后授粉率下降幅度依次为去除不育雄蕊（A组）>去除花被片（B组）>去除可育雄蕊（C组），可初步确定不育雄蕊产生的蜜液，作为对昆虫访花行为的回报，是吸引昆虫访花的最主要因素。

另外，观察不同处理后访花昆虫种类发现，去可育雄蕊后主要访花昆虫为桃蚜及荻草谷网蚜，去花被片后仍可吸引桃蚜，而去不育雄蕊后多为茧蜂科昆虫访花。植物与传粉者之间互相适应是动植物演化中的动力之一（张红玉，2005）。桃蚜和荻草谷网蚜具有刺吸式口器，主要取食蜜

液。这两种蚜虫的体型较小，口器较短，因此独叶草的蜜腺充分暴露在花表面（图1：E），有利于昆虫取食。茧蜂科昆虫为咀嚼式口器，主要以花粉为食。访花昆虫具有不同口器类型，说明独叶草并非以单一因素吸引昆虫，不同的花部结构吸引不同的访问者。因此当环境有改变时，访花昆虫的多样化，保证了独叶草不会发生因缺少传粉者而影响传粉过程的情况。

致谢 承蒙中国科学院动物研究所乔格霞博士、周红章博士和陕西师范大学许升全博士帮助鉴定昆虫标本。

[参 考 文 献]

Castellanos MC, Wilson P, Thomson JD, 2002. Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae) [J]. *Amer J Bot*, 89 (1): 111—118

Farkas á, Orosz-Kovács Z, 2003. Nectar secretion dynamics of Hungarian local pear cultivars [J]. *Plant Syst Evol*, 238: 57—67

Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, et al, 2004. Pollination syndromes and floral specialization [J]. *Ann Rev Ecol Evol Syst*, 35: 375—403

Foster AS, Arnott HJ, 1960. Morphology and dichotomous vasculature of leaf of *Kingdonia uniflora* [J]. *Amer J Bot*, 47: 684—698

Franz KH, Kaiser R, Sauter W, et al, 2005. Floral scent emission and pollinator attraction in two species of *Gymnadenia* (Orchidaceae) [J]. *Oecologia*, 142: 564—575

Galetto L, Bernardello L, 1993. Nectar secretion pattern and removal effects in three species of Solanaceae [J]. *Can J Bot*, 71 (10): 1394—1398

Galloni M, Cristofolini G, 2003. Floral rewards and pollination in *Cytiseae* (Fabaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, 238: 127—137

Gong X (龚洵), Wu QA (武全安), Lu YX (鲁元学), et al, 1998. Pollination Biology of Cultivated *Magnolia delavayi* [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 20 (1): 89—93

Hoot SB, Crane PR, 1995. Inter-familial relationships in the Ranunculidae based on molecular systematics [J]. *Plant Syst Evol*, [Suppl] 9: 119—131

Hu ZH (胡正海), Li KM (李广民), Lee CL (李正理), 1964. Distribution and general morphology in *Kingdonia uniflora* [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 12 (4): 351—358

Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好), Chen JK (陈家宽), 1998. Pollination rates and pollentube growth in a vulnerable plant, *liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. (Magnoliaceae) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 36 (4): 310—316

Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好), 2000. New advances in pollination biology and the studies in China [J]. *Chin Sci Bull*

(科学通报), 45 (3): 225—237

Lei YJ (雷永吉), Ren Y (任毅), Yue M (岳明), 2000a. A survey on the distribution and status of the endangered plant *Kingdonia uniflora* [J]. *J Northwest Univ (Natural Science Edition)* [西北大学学报(自然科学版)], 30 (3): 239—243

Lei YJ (雷永吉), Ren L (任琳), Li ZJ (李智军), et al, 2000b. Studies on vegetative reproduction pattern of *Kingdonia uniflora* [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 20 (3): 432—435

Link DA, 1992. The floral nectaries in the Limnanthaceae [J]. *Plant Syst Evol*, 179: 235—243

Liu X (刘晓), Wang ZC (王志诚), Ma YS (马亦生), et al, 2000. The primary studies on the macroscopically characteristics variation pattern of leaves of *Kingdonia uniflora* [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 20 (6): 1076—1081

Liu LD (刘林德), Li W (李玮), Zhu N (祝宁), et al, 2002. The relations among the nectar secretive rhythms, nectar compositions and diversities of floral visitors for both *Eleutherococcus senticosus* and *E. sessiliflorus* [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 22 (6): 847—853

Luo YB (罗毅波), Pei YL (裴颜龙), Pan KY (潘开玉), et al, 1998. A study on pollination biology of *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea* (Paeoniaceae) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 36 (2): 134—144

Mu XJ (母锡金), 1983. Ovule female and male gametophyte and fertilization of *Kingdonia uniflora* Balfour f. et W. W. Smith [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 25 (6): 497—501

Mu XJ (母锡金), 1984. Early development of the endosperm in *Kingdonia uniflora* [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 26 (6): 668—671

Nowicke JW, Skvarla JJ, 1982. Pollen morphology and the relationships of *Circaeaster*, *Kingdonia* and *Sargentodoxa* to the Ranunculales [J]. *Amer J Bot*, 69: 990—998

Oxelman B, Lidén M, 1995. The position of *Circaeaster*. Evidence from nuclear ribosomal DNA [J]. *Plant Syst Evol*, [Suppl] 9: 189—193

Peakall R, Schiestl FP, 2004. A mark-recapture study of male *Colletes cunicularius* bees: implications for pollination by sexual deception [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 56: 579—584

Perret M, Chautems A, Spichiger R, et al, 2001. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in sinningieae (Gesneriaceae) [J]. *Ann Bot*, 87: 267—273

Ren Y (任毅), Hu ZH (胡正海), 1996. Morphology studies on anastomoses and blind veins in dichotomous venation of the leaf in *Kingdonia uniflora* [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 34 (6): 569—576

Ren Y (任毅), Hu ZH (胡正海), 1998. Anatomical studies on root, node and leaf of *Kingdonia uniflora* [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 18 (1): 72—77

Ren Y, Xiao YP, Hu ZH, 1998a. The morphological nature of the open dichotomous leaf venation of *Kingdonia* and *Circaeaster* and its systematic implication [J]. *J Plant Res*, 111: 225—230

Ren Y (任毅), Wang ML (王玛丽), Hu ZH (胡正海), 1998b. *Kingdonia*, embryology and its systematic significance [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 36 (5): 423—427

Ren Y, Li ZJ, Lei YJ, 2003. Achene and seed abortion contribute to the rarity of *Kingdonia uniflora* [J]. *Isr J Plant Sci*, 51: 39—44

Ren Y, Li ZJ, Chang HL, et al, 2004. Floral development of *Kingdonia* (Ranunculaceae s.l., Ranunculales) [J]. *Plant Syst Evol*, 247: 145—153

Roy BA, Raguso RA, 1997. Olfactory versus visual cues in a floral mimicry system [J]. *Oecologia*, 109: 414—426

Shan 'xi Provincial Department of Forest (陕西省林业厅), 1989. Comprehensive Survey of the Taibai Mountain Preserve [M]. Shan 'xi: Shan 'xi Normal University Press

Thomson JD, Wilson P, Valenzuela M, et al, 2000. Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon* [J]. *Plant Species Biology*, 15: 11—29

Wang ZL (王仲礼), Liu LD (刘林德), Tian GW (田国伟), et al, 1997. Flowering and pollination biology of *Eleutherococcus brachypus* [J]. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 5 (4): 251—256

Wilson P, Castellanos MC, Hogue JN, et al, 2004. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons [J]. *Oikos*, 104: 345—361

Zhang HY (张红玉), 2005. Co-evolution of entomophilous plants and pollination insects () — effect of pollination insects on evolution of entomophilous plants [J]. *J Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 26 (3): 38—41

Zhang LX (张丽香), Liu Q (刘强), Gao YC (高艳春), et al, 2002. Studies on interviewing plants and foraging behavior of *Hoplitis pyrrhosoma* Wu [J]. *J Tianjin Normal Univ* (天津师范大学学报), 22 (3): 63—68

Zhang YL (张玉龙), 1983. Pollen morphology of *Kingdonia uniflora* and its taxonomic significance [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 21 (4): 441—444

Zhang WH (张文辉), Li JX (李景侠), Li H (李红), et al, 2004. Analysis on age structure and dynamics of *Kingdonia uniflora* populations [J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 15 (4): 561—565

Zhao YL (赵运林), 1994. A survey on the study of pollination biology of Orchidaceous plants [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), 11 (3): 27—33